第 37 卷第 24 期 生 态 学 报 Vol.37,No.24
2017 年 12 月 ACTA ECOLOGICA SINICA Dec.,2017

DOI: 10.5846/stxb201611122307

胡星云,孙志高,张党玉,孙文广,祝贺,任鹏.黄河口不同氮基质碱蓬种子萌发及幼苗生长对盐分及氮输入的响应.生态学报,2017,37(24):8499-8510.

Hu X Y, Sun Z G, Zhang D Y, Sun W G, Zhu H, Ren P.Germination and seedling growth of different N-substrate seeds of *Suaeda salsa* subjected to salinity stress and nitrogen loading in the newly created marshes of the Yellow River estuary, China.Acta Ecologica Sinica,2017,37(24):8499-8510.

黄河口不同氮基质碱蓬种子萌发及幼苗生长对盐分及氮输入的响应

胡星云[1],孙志高[1,*],张党玉[1,2],孙文广[3],祝 贺[4],任 鹏[5]

1 福建师范大学地理研究所, 湿润亚热带生态地理过程教育部重点实验室, 福州 350007
2 山东省黄河三角洲生态环境重点实验室(滨州学院),滨州 256603
3 路易斯安那州立大学植物、环境与土壤科学系, 巴图鲁日 70803
4 中国科学院水利部成都山地灾害与环境研究所,山地表生过程与生态调控重点实验室,成都 610041
5 中国海洋大学化学化工学院,青岛 266100

摘要:2014 年 4—11 月,选择黄河入海口北部滨岸高潮滩的碱蓬湿地为研究对象,基于野外原位氮负荷增强模拟试验(N0,无额外氮输入;N1,低氮输入;N2,中氮输入;N3,高氮输入),获取相应的不同氮基质种子(S0,S1,S2 和 S3),以研究其发芽率以及幼苗生长状况对不同盐分胁迫和氮浓度交互作用的响应。结果表明,不同氮负荷影响下碱蓬成熟种子中的氮含量整体表现为 S2>S0>S1>S3,中氮输入更利于种子中氮养分的累积。盐分和氮交互作用下 4 种氮基质种子的发芽率总体表现为 S2>S1>S0>S3 ($P>0.05$),S2 在不同盐分胁迫下的发芽率最高,幼苗的生长状况也最好。随着盐分的增加,4 种氮基质种子的发芽率及幼苗生长状况均受到一定程度的抑制,但较低的盐分有助于其幼苗长度的增长,且随着氮输入量的增加这种抑制作用可得到一定程度缓解。盐分胁迫、氮浓度和种子类型作为单独因素出现时对碱蓬的发芽率、幼苗长度、鲜重和干重均产生显著影响,除幼苗长度受氮浓度和盐分胁迫交互作用的影响达到显著水平外($P<0.05$),其他因子交互作用对诸生态指标的影响并不明显。研究发现,不同氮输入处理不仅改变了原生环境碱蓬种子的氮含量,而且也使这些具备不同氮基质的种子对不同盐分胁迫与氮浓度环境具有不同的生态适应对策,中氮输入下的碱蓬种子(S2)无论在萌发率还是在幼苗生长状况上均优于其他氮基质的种子。未来,随着黄河口新生湿地氮养分供给的不断增加,当湿地氮养分达到中氮水平时,将更有利于碱蓬种子的萌发以及幼苗的生长,当氮养分达到更高水平时,碱蓬种子的萌发以及幼苗生长可能会受到一定程度的抑制。

关键词:氮基质种子;氮输入;盐分胁迫;碱蓬;黄河口

Germination and seedling growth of different N-substrate seeds of *Suaeda salsa* subjected to salinity stress and nitrogen loading in the newly created marshes of the Yellow River estuary, China

HU Xingyun[1], SUN Zhigao[1,*], ZHANG Dangyu[1,2], SUN Wenguang[3], ZHU He[4], REN Peng[5]

1 *Institute of Geography, Key Laboratory of Humid Subtropical Eco-geographical Process (Fujian Normal University), Ministry of Education, Fujian Normal University, Fuzhou* 350007, *China*
2 *Shandong Provincial Key Laboratory of Eco-Environmental Science for Yellow River Delta (Binzhou University), Binzhou* 256603, *China*
3 *School of Plant, Environment and Soil Science, Louisiana State University, Baton Rouge*, 70803, *US*
4 *Key Laboratory of Mountain Surface Processes and Ecological Regulation, Institute of Mountain Hazards and Environment, Chinese Academy of Science,*

基金项目:国家自然科学基金面上项目(41371104); 山东省黄河三角洲生态环境重点实验室开放基金项目(2015KFJJ02);福建省“闽江学者奖励计划”项目;福建师范大学地理科学学院研究生科研创新基金项目

收稿日期:2016-11-12; **网络出版日期**:2017-08-15

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: zhigaosun@163.com

Chengdu 610041, *China*
5 *College of Chemistry and Chemical Engineering*, *Ocean University of China*, *Qingdao* 266100, *China*

Abstract: From April to November, 2014, an *in situ* nitrogen (N) loading experiment (N0, no N loading treatment; N1, low N loading treatment; N2, moderate N loading treatment; and N3, high N loading treatment) was conducted in a *Suaeda salsa* community in high marshes in the northern Yellow River estuary. Different N-substrate seeds were sampled in the corresponding N treatment plots (S0, S1, S2, and S3). The objective of this study was to explore the responses of germination and seedling growth of different N-substrate seeds of *S. salsa* to salinity stress and nitrogen loading. Results showed that the N content in seeds sampled from different N loading plots were in the order of S2 > S0 > S1 > S3 and compared to other N loading treatments, the N2 treatment was more favorable for N accumulation in seeds. The interaction of salinity stress and N concentrations showed substantial effects on germination rate of the four N-substrate seeds, following the sequence of S2 > S1 > S0 > S3 ($P > 0.05$). Under different salinity stresses, the germination rate and seedling growth of S2 were the best. With increasing salinity, the germination rate and seedling growth of the four N-substrate seeds were generally inhibited, but at lower salinity, conditions were favorable for seedling elongation and the inhibitory effect could be alleviated by high N loading. The combined effect of salinity stress, N concentration, and seed types had significant impacts on germination rate, seedling length, and fresh and dry weight. Except for seedling length, the interaction of the three factors demonstrated no significant influences on the above ecological traits. This study found that the N loading treatments not only altered the nitrogen content of *S. salsa* seeds in the primary environment, but also resulted in N-substrate seeds that presented different adaptation strategies to nitrogen loading and salinity stress. Compared to other N-substrate seeds, S2 showed great advantages in germination rate and seedling growth. In the future, nutrient loading will be increasingly utilized in the newly created marshes of the Yellow River estuary. It was concluded that, as the nutrient reached the N2 level, germination and seedling growth of *S. salsa* would be greatly promoted. If nutrients reached higher levels, germination and seedling growth would, to some extent, be inhibited.

Key Words: N-substrate seed; nitrogen loading; salinity stress; *Suaeda salsa*; Yellow River estuary

氮作为河口湿地营养水平的指示剂之一常常是最主要的限制性养分,其含量高低直接影响湿地系统生产力。氮不仅可影响植被的萌发、生长状况、生理代谢以及其他养分循环等[1],而且其对于提高盐生植物渗透调节能力和耐盐能力亦发挥着重要作用[2]。盐分也是影响植物生长的关键因素之一,其在渗透胁迫、离子毒害以及活性氧代谢失衡等方面显著影响着植被的诸多生理过程[3]。因此,盐渍环境中的植被种子能否正常萌发或生长对于湿地生态系统的群落构建至关重要[4]。已有表明,盐分与氮养分交互作用对于盐生植被生长的影响具有复杂性[5],这不仅取决于植物类型及其生长阶段的差异,而且还与不同盐分梯度和氮养分类型密切相关。

黄河口湿地作为渤海与黄河河口相互作用而形成的重要湿地,承接着来自上游带来的大量含氮物质。近年来,黄河口营养盐入海通量已达 1.41×10^4—4.22×10^4 t,并一直保持在较高水平上[6]。另外,黄河口地区的氮湿沉降量已从 1980 年的 1—2 g m^{-2} a^{-1}增至现在的 3—4.5 g m^{-2} a^{-1}[7],接近其氮沉降临界负荷。当前,氮负荷增强已成为改变河口湿地最重要的因素之一,其对生态系统稳定与健康特别是对湿地养分循环和植被种子萌发及幼苗生长的影响已成为当前研究的热点。碱蓬(*Suaeda salsa*)是黄河口最重要的盐生植被之一,是黄河三角洲丹顶鹤、白鹭和鸻形目鸟类等的主要栖息地,同时还具有维持湿地系统正常演替、防风固堤、调节气候等多重重要功能,其对环境变化有着重要指示作用。

尽管许多学者已在盐分胁迫及氮输入对碱蓬种子萌发特征、幼苗渗透调节和离子积累、养分吸收能力以及不同形态种子对环境适应性等方面开展大量工作[8-11],但这些研究大多是通过改变野外采集种子的生长环境来研究其在不同氮输入条件下的萌发和幼苗发育状况,而关于不同氮负荷影响下碱蓬植被产生的不同氮基

质种子,其萌发及幼苗生长对不同盐分和氮浓度交互作用的响应研究还鲜有报道。鉴于此,本文以黄河口滨岸高潮滩的碱蓬湿地为研究对象,通过获取野外原位氮输入模拟试验所产生的不同氮基质碱蓬种子,基于室内控制试验,研究其在不同盐分和氮输入影响下的种子萌发及幼苗生长状况。研究结果有助于揭示该区当前及未来持续氮负荷增强条件下潮滩湿地碱蓬群落的生长状况及演替方向,并可为退化湿地的恢复与重建提供重要科学依据。

1　研究区概况与研究方法

1.1　研究区域概况

研究区位于山东黄河三角洲国家级自然保护区(37°40—38°10′ N, 118°41′—119°16′ E),保护区总面积 15.3 万 hm^2,其中陆地面积 8.27 万 hm^2,潮间带面积 3.83 万 hm^2,潮间带面积占整个保护区陆地面积的 46.25%。研究区年降水量 551.6 mm,年蒸发量 1928.2 mm,年均温度 12.1℃,无霜期 196 d,四季分明,雨热同期,属于暖温带季风型大陆性气候。保护区的土壤类型主要为隐域性潮土和盐土,主要植被类型为碱蓬、芦苇(*Phragmites australis*)、柽柳(*Tamatix chinensis*)、白茅(*Imperata cylindrica*)及罗布麻(*Apocynum venetum*)等。

1.2　种子采集与保存

2014 年 4—11 月,选择今黄河入海口北部滨岸高潮滩的碱蓬湿地为研究对象,参照欧洲 NITREX 项目,开展野外原位氮输入模拟试验。试验设 N0 [对照处理,无额外氮输入,其值为当前湿地实际氮输入量。结合该区现有资料,考虑陆源氮输入(2.5—3.5 gN m^{-2} a^{-1})和氮沉降(3—4.5 gN m^{-2} a^{-1})的综合影响,将值确定为 6.0 gN m^{-2} a^{-1}]、N1 [低氮处理,1.5 N0(9.0 gN m^{-2} a^{-1}),模拟湿地未来较低的外源氮增加量]、N2 [中氮处理,2.0 N0(12.0 gN m^{-2} a^{-1}),模拟湿地未来较高的外源氮增加量]和 N3 [高氮处理,3.0 N0(18.0 gN m^{-2} a^{-1}),模拟湿地未来更高的外源氮增加量]4 个处理,每个处理设 3 个样地(5 m×10 m)。试验于 4 月下旬开始,每隔 20—30 d 以 $CO(NH_2)_2$水溶液的形式对不同样地进行外源氮输入强度的模拟。按照 4 种处理在不同阶段的氮输入要求,将 $CO(NH_2)_2$溶解在 20 L 水中,通过预布设装置均匀喷洒入各样地。对照样地喷洒等量的水以减少因外加水造成对湿地生态过程的影响。

2015 年 10 月下旬,分别在上述 N0、N1、N2 和 N3 4 种氮输入样地内采集碱蓬种子(分别记为 S0、S1、S2 和 S3)。将采集的种子自然风干后一部分储存于 4 ℃的冰箱中备用,另一部分烘干研磨后采用元素分析仪测定其全氮(TN)含量。不同氮输入条件下发育的碱蓬种子 TN 含量如图 1 所示。

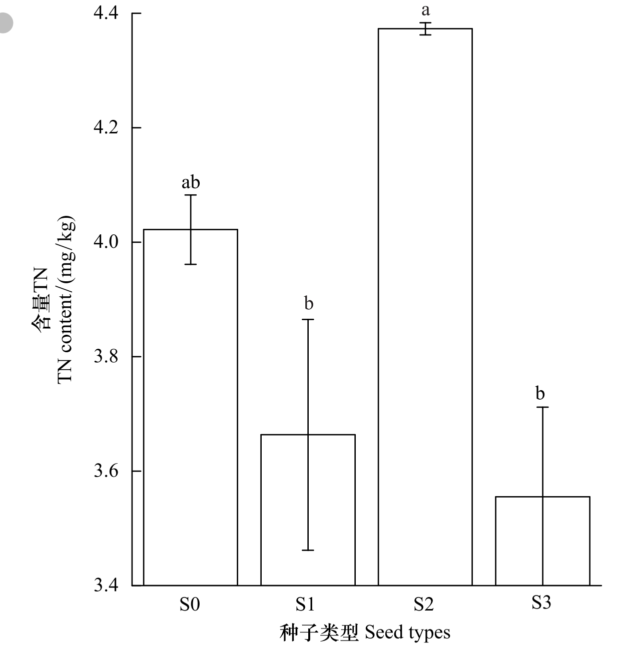


图 1　不同氮输入下碱蓬种子 TN 含量

Fig.1　Total nitrogen content in seeds of *Suaeda salsa* as affected by different nitrogen import treatments

a, b 表示 4 种氮基质种子中 TN 含量的差异;S0, S1, S2 和 S3 分别代表无氮、低氮、中氮和高氮输入下碱蓬所产生的不同氮基质的种子

1.3　试验设计

试验设置 4 种不同氮基质种子(S0、S1、S2 和 S3),3 个盐分浓度(X:0 mmol/L; Y:300 mmol/L; Z:600 mmol/L)和 4 个氮浓度(0:0 mmol/L;1:1 mmol/L;2:5 mmol/L;3:10 mmol/L),每种种子各 12 种正交处理。其中,盐分和氮分别由 NaCl 和 $NaNO_3$提供。选择形态饱满的种子 20 粒,通过蒸馏水引发后用滤纸吸干种子表面水分,均匀放置于装有两层发芽纸的发芽盒中(12 cm ×12 cm ×6 cm),同时加入上述不同盐分和氮浓度处理溶液于光照培养箱中。设置 12 h 光照(25℃)和 12 h 黑暗(20℃)交替培养,每个处理 3 个重复,共 144 盒。

发芽盒子周边用 Parafilm 封口膜密封,保证盒内的保水和透气性。试验共进行 15 d,前 7 d 每天测定种子萌发的个数,第 15 d 测定幼苗的根、茎和叶的长度及鲜重,然后将其放于 80℃烘箱中烘干并称重。计算叶重比(叶干质量/全株干质量)、茎重比(茎干质量/全株干质量)和根重比(根干质量/全株干质量)。

1.4 数据处理与统计

运用 Origin 9.2 软件进行计算和作图,利用 SPSS 20.0 软件对数据进行统计分析。采用单因素方差分析研究盐分、氮浓度和种子类型单独对 4 种氮基质种子的发芽率、幼苗长度、鲜重、干重和不同器官生长状况的差异。采用多因素方差分析研究对盐分、氮浓度和种子类型交互作用下 4 种氮基质种子的发芽率、幼苗长度、鲜重、干重和不同器官生长状况的差异。

2 结果与分析

2.1 盐分与氮输入对不同氮基质种子萌发的影响

不同盐分和氮浓度条件下,尽管 4 种氮基质种子的发芽率不存在显著差异(P>0.05),但在试验阶段呈现出不同变化特征(图 2)。整体而言,4 种氮基质种子的发芽率均随盐分的升高而降低,且在相同盐分条件下均表现为 S2>S1>S0>S3,其中 S2 在试验阶段始终保持着较高的发芽率。具体来说,无盐分胁迫下,尽管相同氮浓度处理下 4 种种子的发芽率均未表现出显著差异(P>0.05),但整体以 S1 和 S2 的发芽率较高;随着氮浓度的增加,4 种种子的发芽率亦均无明显差异(P>0.05),但 S0 和 S1 的发芽率整体呈降低趋势,而 S2 的发芽率呈逐渐增加趋势并于中氮浓度处理下取得最大值(86.67%)。低盐分胁迫下,不同种子的发芽率整体均随氮浓度的增加而有所升高,特别是高氮处理对于 S0 和 S2 的发芽率存在明显促进作用,而中氮处理对 S1 和 S3 发芽率存在明显促进作用。高盐分胁迫下,尽管相同氮浓度处理下诸种子间的发芽率亦无显著差异(P>0.05),但总体以 S2 的发芽率更占优势;随着氮浓度的增加,虽然相同种子间的发芽率差异不大,但中氮和高氮处理更有利于 4 种种子的萌发。方差分析表明,种子类型、氮浓度和盐分胁迫作为单独因素出现时均对种子的发芽率产生极显著影响(P<0.01),但其交互作用下的这种影响并不显著(表 1)。

表 1 不同盐分胁迫和氮浓度下 4 种氮基质种子的发芽率、长度、鲜重及干重三因素方差分析

Table 1 Results of three factors analysis of variance for germination, plant length, fresh and dry weights of the four N-substrate seeds as affected by different nitrogen concentrations and salinity stresses

差异来源 Source of variance	发芽率 Germination rate		长度 Plant height		鲜重 Fresh weight		干重 Dry weight	
	F	P	F	P	F	P	F	P
T	6.996	0	5.846	0.001	5.677	0.001	6.996	0
N	5.879	0.001	1.535	0.21	3.824	0.012	5.879	0.001
SS	190.582	0	77.378	0	89.729	0	190.582	0
T×N	0.473	0.889	0.961	0.477	0.868	0.557	0.473	0.889
T×SS	0.796	0.575	0.857	0.529	2.128	0.057	0.796	0.575
N×SS	1.306	0.262	2.292	0.041	1.798	0.108	1.306	0.262
T×N×SS	0.386	0.988	1.369	0.166	0.537	0.933	0.386	0.988

注:P<0.05 表示差异显著;T, 种子类型 Seed types;N, 氮浓度 Nitrogen concentrations;SS, 盐分胁迫 Salt stress

2.2 盐分和氮输入对幼苗鲜重和干重的影响

4 种氮基质种子在不同盐分和氮浓度处理下发育幼苗的鲜重与干重变化趋势较为一致,相同氮处理下不同种子幼苗的鲜重与干重均随盐分的增加而逐渐降低,而相同盐分下则随氮浓度的增加整体表现为 S2>S1>S0>S3(图 3,图 4)。具体来说,无盐分胁迫下,除低氮处理下 S2 幼苗的鲜重和干重显著高于其他幼苗外(P<0.05),其他氮处理下不同种子发育幼苗的鲜重和干重并无显著差异(P>0.05)。随着氮浓度的增加,不同种子发育幼苗的鲜重和干重整体均呈增加趋势(P>0.05),且低氮处理对 S2 种子发育幼苗的促进作用较高氮处理更为明显。低盐分胁迫下,相同氮处理下不同种子发育幼苗的鲜重和干重以及氮浓度增加条件下相同种子

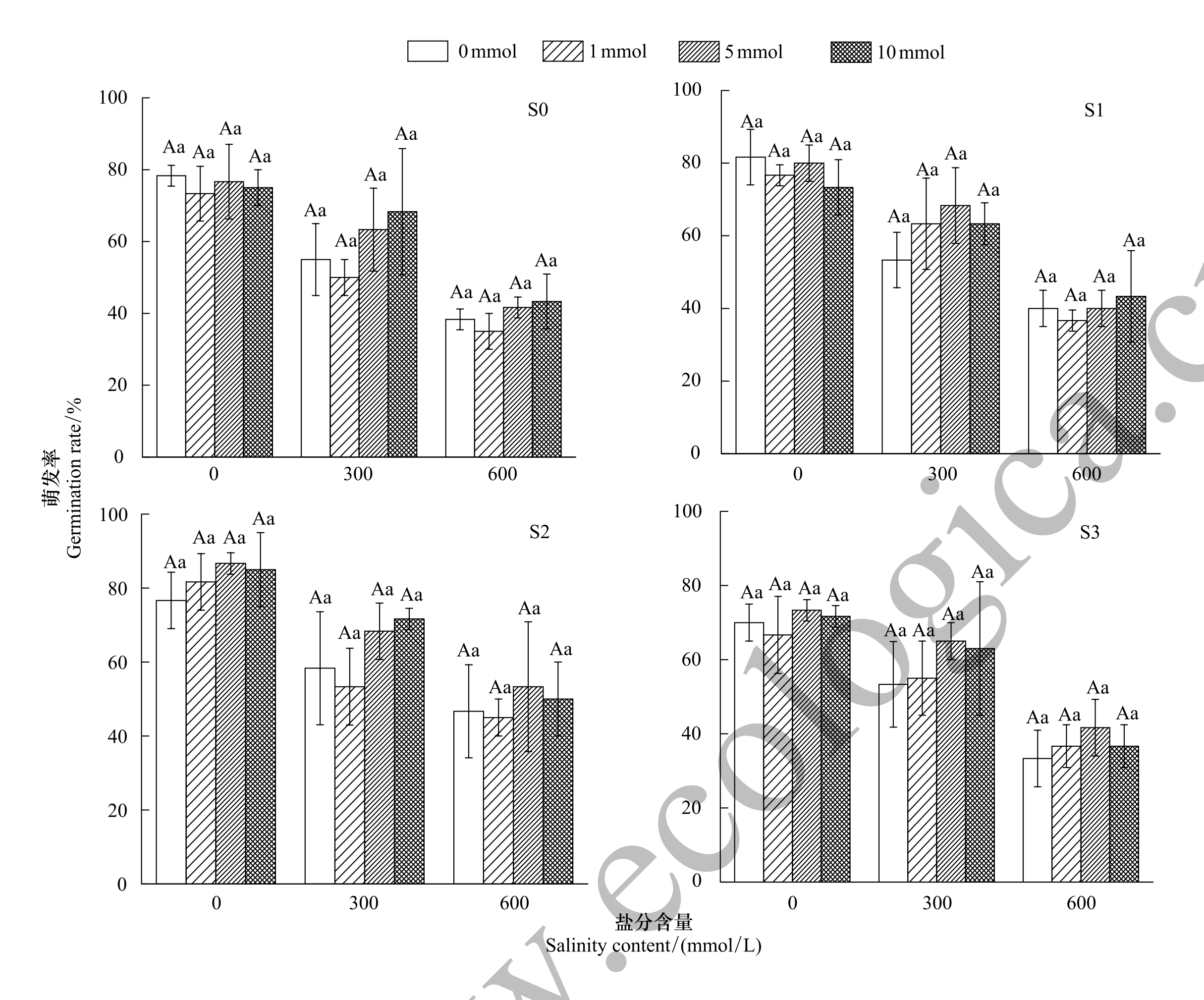


图 2　不同盐分胁迫和氮浓度处理下 4 种氮基质种子的发芽率

Fig.2　Germination rate of the four N-substrate seeds as affected by different nitrogen concentrations and salinity stresses

A, B, C 表示不同盐分胁迫下相同氮浓度处理的 4 种氮基质种子发芽率之间的差异, a, b, c 表示相同盐分胁迫不同氮浓度处理下 4 种氮基质种子发芽率之间的差异

发育幼苗的鲜重和干重均无显著差异(P>0.05),随着氮浓度的增加,高氮处理对于 S0、S2 和 S3 发育幼苗的生长状况具有明显促进作用,而 S1 发育幼苗的鲜重和干重则随氮浓度的增加而降低。高盐分胁迫下,尽管 4 种种子发育幼苗的鲜重和干重在相同氮浓度下差别不大(P>0.05),但整体上仍以 S2 最高,且随着氮浓度的增加,S0 和 S2 幼苗的鲜重和干重均呈增加趋势。虽然中氮和高氮处理对 S1 和 S3 幼苗的生长状况亦有促进作用,但其在低氮处理下的鲜重和干重要低于比无氮处理。方差分析表明,种子类型、氮浓度和盐分胁迫作为单独因素出现时均对种子幼苗的鲜重和干重产生显著影响(P<0.01 或 P<0.05),但其交互作用下的这种影响却并不显著(表 1)。

2.3　盐分和氮输入对幼苗生长状况的影响

2.3.1　长度

盐分和氮输入影响下 4 种氮基质种子发育幼苗的长度在生长过程中均发生较大分异(图 5)。尽管 4 种种子发育幼苗的平均长度整体表现为低盐>无盐>高盐,但相同种子发育幼苗的长度在不同盐分胁迫下的差异并不显著(P>0.05)。具体而言,无盐分胁迫下 4 种种子发育幼苗的平均长度整体表现为 S2>S0>S1>S3,除了中氮处理下 S0 幼苗的长度远高于与其他幼苗外(P<0.01),其他氮处理下不同幼苗长度间的差异并不显著(P>0.05);随着氮浓度的增加,S0 幼苗的长度整体亦逐渐增加并于中氮处理下取得最大值(5.47 cm),S1 和 S3 幼苗的长度整体均呈降低趋势,S2 幼苗的长度则在低氮处理下取得最大值(5.86 cm)。低盐分胁迫下,S0、

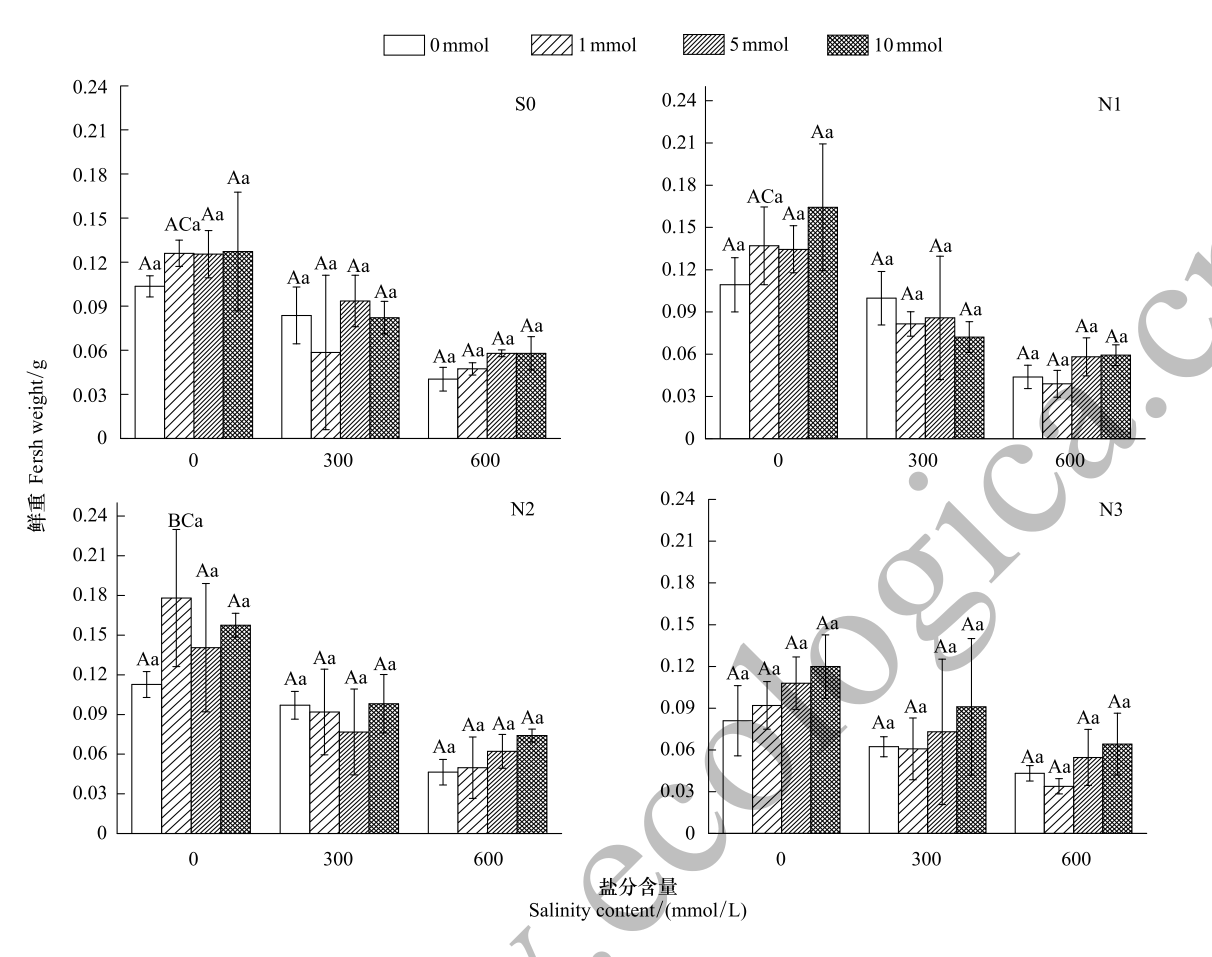


图 3 不同盐分和氮浓度对 4 种氮基质种子发育幼苗鲜重的影响

Fig.3 Effects of different nitrogen concentrations and salinity stresses on the fresh weight of seedlings germinated from four N-substrate seeds

S2 和 S3 幼苗的长度均在无氮处理下取得最大值，随着氮浓度的增加，相同种子发育幼苗的长度均存在显著差异（$P<0.05$），其中 S0 幼苗的长度随氮浓度的增加略有降低且在低氮处理下取得最低值（4.48 cm），S1 与 S3 幼苗的长度均随氮浓度的增加呈降低趋势，S2 幼苗的长度在低氮和高氮处理下均较高，而在中氮处理下则较低。高盐分胁迫下，各幼苗长度整体表现为 S2>S1>S3>S0，随着氮浓度的增加，S3 幼苗的长度呈显著增加趋势，其在高氮处理下的长度明显高于其他种子发育幼苗的长度（$P<0.05$）。与之相比，尽管 S0、S1 和 S2 种子发育幼苗的长度均随氮浓度的升高而略有增加，但其不同氮处理间差异不大（$P>0.05$）。方差分析表明，不但种子类型和盐分作为单独因素出现时对幼苗长度可产生极显著影响（$P<0.01$），而且盐分与氮交互作用对幼苗长度的影响亦非常显著（$P<0.05$）（表 1）。

2.3.2 根重比、茎重比和叶重比

不同盐分胁迫及氮浓度下 4 种氮基质种子发育幼苗的根重比、茎重比和叶重比尽管均产生一定分异但差别不大。相同氮浓度下，除 S2 发育幼苗的根重比在无盐分和低盐分胁迫下较为一致外，S0、S1 和 S3 发育幼苗的根重比均随盐分的增加而降低；与之相反，4 种种子发育幼苗的叶重比与根重比均随盐分的增加而升高，特别是叶重比在高盐分胁迫时取得最大值；S1、S2 和 S3 发育幼苗的茎重比随盐分的增加均变化不大，而 S0 的茎重比随盐分的增加整体呈增加趋势。相同盐分胁迫下，除 S0 发育幼苗的叶重比随氮浓度的增加而降低外，S1、S2 和 S3 发育幼苗的叶重比均随氮浓度的升高而增幅不大。与之不同，相同盐分下 4 种种子发育幼苗的根重比除 S0 和 S1 表现为随氮浓度增加而降低外，S2 和 S3 的根重比对氮浓度的增加并无明显响应。随着氮浓度的增加，S0 的茎重比呈较为明显增加趋势，S1 和 S2 的茎重比增长缓慢，而 S3 的茎重比则无明显变化。

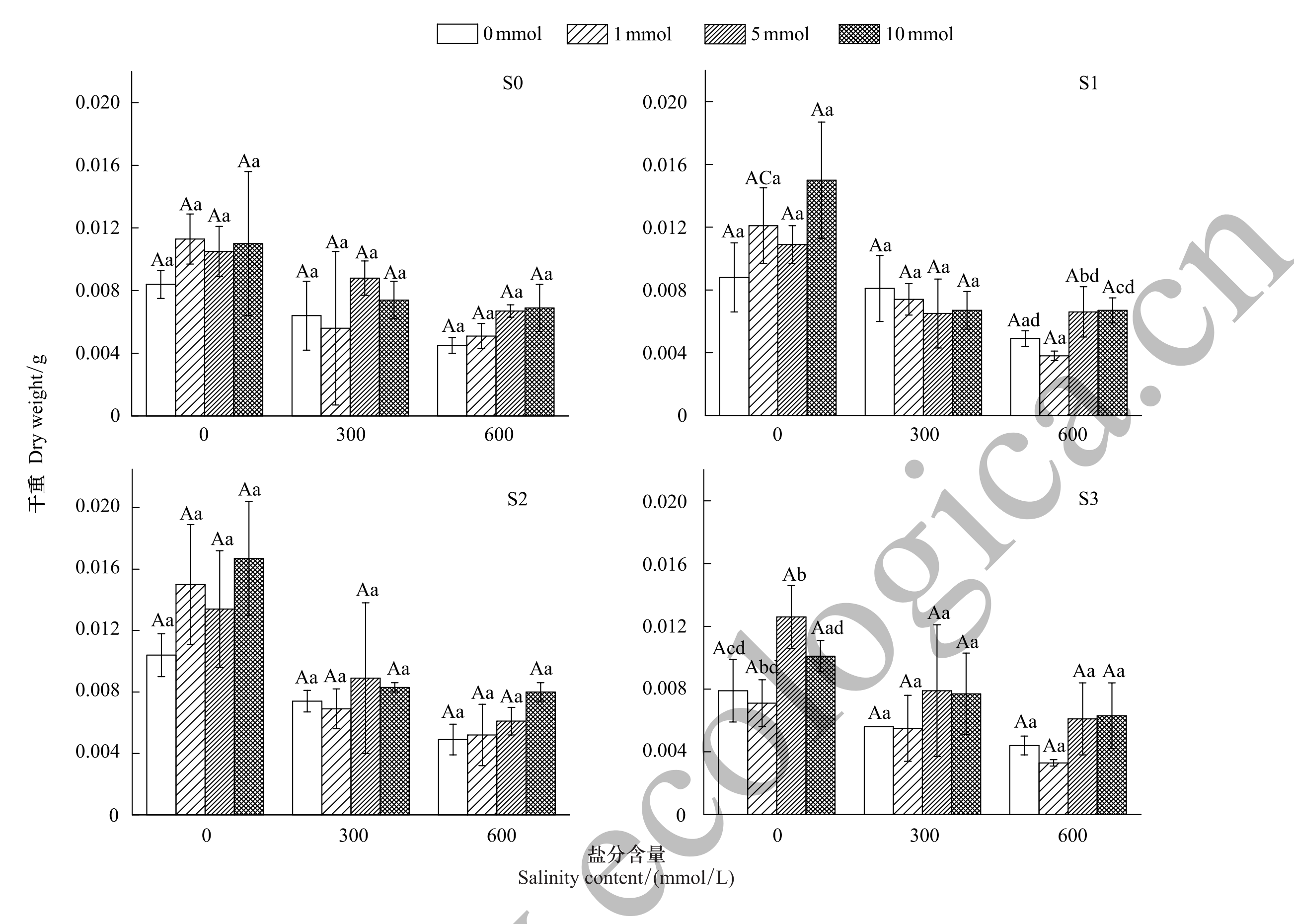


图 4　不同盐分和氮浓度对 4 种氮基质种子发育幼苗干重的影响

Fig.4　Effects of different nitrogen concentrations and salinity stresses on the dry weight of seedlings germinated from four N-substrate seeds

A, B, C 表示不同盐分胁迫下相同氮浓度处理的 4 种氮基质种子发育幼苗鲜重或者干重之间的差异; a, b, c 表示相同盐分胁迫不同氮浓度处理下 4 种氮基质种子发育幼苗鲜重或者干重之间的差异

3　讨论

3.1　盐分和氮输入对不同氮基质碱蓬种子萌发的影响

氮是植物体内许多重要化合物的组成部分,是限制植物生长和形成初级生产力的重要因素[1]。在一定范围内,氮含量的增加可引起 Rubisco 浓度和活性以及叶绿素含量的增加,从而增加光合速率,刺激植物生长,但过量的氮可导致植物体内的营养失衡,并对光合作用产生不利影响[12]。亦有研究表明,当环境中存在大量的氮输入时,植物对其他养分的吸收相对滞后,可能并发“缺素症”(缺乏对除氮以外其他营养元素吸收的症状),不利于植物的生长发育[13]。本研究中,经过长期野外原位输氮,不同氮负荷影响下碱蓬成熟种子中的氮含量整体表现为 S2>S0>S1>S3(图 1),其中 S2 与 S1、S3 之间的氮含量差异均达到显著水平(P<0.05),说明中氮输入更有利于种子(S2)中氮养分的累积,而高氮输入则不利于种子(S3)中氮养分的累积,原因可能与高氮输入下植物体内氮的“稀释作用”有关。已有研究表明,黄河口潮滩碱蓬湿地主要受氮养分限制[14],当大量氮养分输入时,其在极大促进植物生物量增加的同时,也使得成熟期转移至种子中的氮养分相对较低。实际上,在野外原位输氮的研究中的确发现,中氮输入下碱蓬种子的发育期相较于其他氮输入处理可提前 20 天左右[15],说明了中氮输入下植物体中的氮养分可能会提前在种子中累积以促进种子的成熟。

本研究表明,尽管相同氮浓度下 4 种氮基质种子的发芽率并无明显差异,但总体表现为 S2>S1>S0>S3,且 S2 在不同盐分胁迫下的发芽率亦均最高(图 2),这可能与上述 4 种种子中的氮含量差异有关。由于 S2 的氮

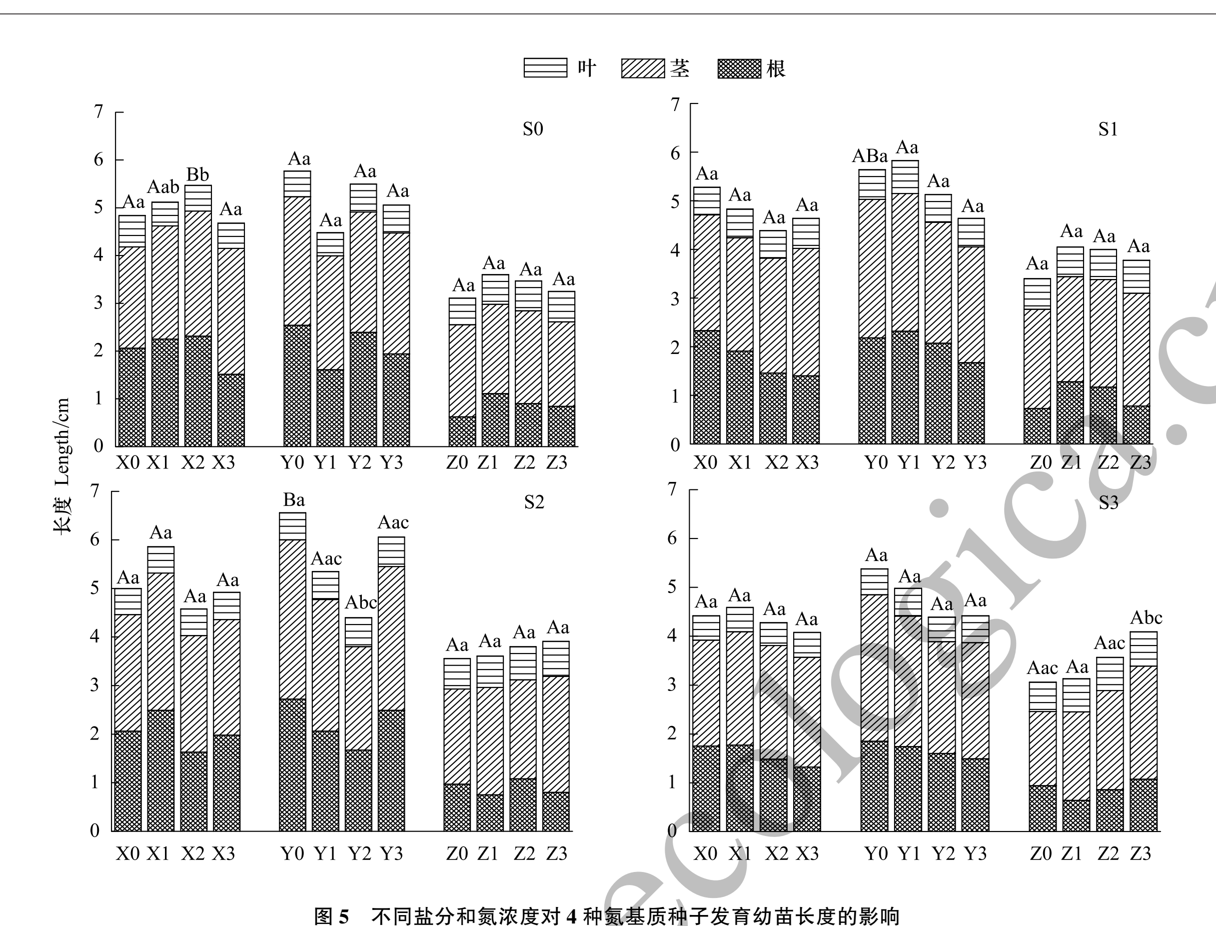


图 5　不同盐分和氮浓度对 4 种氮基质种子发育幼苗长度的影响

Fig.5　Effects of different nitrogen concentrations and salinity stresses on length of seedlings germinated from four N-substrate seeds

A，B，C 表示不同盐分胁迫下相同氮浓度处理的 4 种氮基质种子发育幼苗长度之间的差异；a，b，c 表示相同盐分胁迫不同氮浓度处理下 4 种氮基质种子发育幼苗长度之间的差异

含量最高,其构成蛋白质的成分也最高,而在细胞增长和分裂中都必须有蛋白质的参与[1],且蛋白质水解成氨基酸可为种子萌发提供原材料[16],所以 S2 的发芽率整体上也最高;反之,S3 的氮含量最低,故其发芽率也相对较低。试验过程中还发现,S3 种子的饱满程度较其他种子差一些,加之种子中储存的养分相对较低,进而可在一定程度上影响其种子的发芽率。研究还发现,尽管 4 种种子的发芽率均随盐分的增加而下降,但随着氮浓度的增加这种抑制作用可得到一定程度的缓解。一方面,盐分增加可使得环境中的 Na 离子增加,养分介质中的渗透压也增大,细胞水势降低,种子吸收来自外界环境中养分的能力下降,从而使得种子的发芽率下降;另一方面,盐分增加还可导致种子萌发过程中可溶性蛋白活性的降低以及一些溶解性或非溶解性糖类的减少[17],进而影响种子的萌发率。相关研究亦证实,适量的氮添加能够缓解盐分胁迫所带来的毒害作用[8,18],而这主要是由于增加氮养分可明显提高盐生植物中脯氨酸、丙二醛、可溶性糖、Na^+ 和 NO_3^- 等渗透调节物质的含量[9,18],提高种子对养分的利用率,进而促使其萌发。

3.2　盐分和氮输入对不同氮基质碱蓬种子发育幼苗的影响

本研究表明,尽管随着盐分的增加 4 种氮基质种子发育幼苗的鲜重和干重整体均呈降低趋势,但 S2 种子发育幼苗的鲜重和干重明显高于其他种子,且在无盐和低氮交互作用下其幼苗的鲜重和干重显著高于其他种子($P<0.05$),说明 S2 种子较其他氮基质种子可在不同盐分胁迫下始终保持较好的生长状况,特别是在无盐胁迫下较低的氮浓度更能促进其幼苗的生长。究其原因可能主要有以下两方面:一是与种子的发芽率有关。前述研究表明,S2 的发芽率最高,其在生长初期就具有明显生长优势,故其生物量可能也最大,而 S3 则反之;二是可能与不同氮基质种子对萌发环境的适应能力有关。由于 S2 种子中的氮含量最高,其胚芽突破种皮的养分也较为充足,有利于激发种子活力[19]。当种子萌发后,由于胚芽自身的氮养分较为充足,故其对萌发环

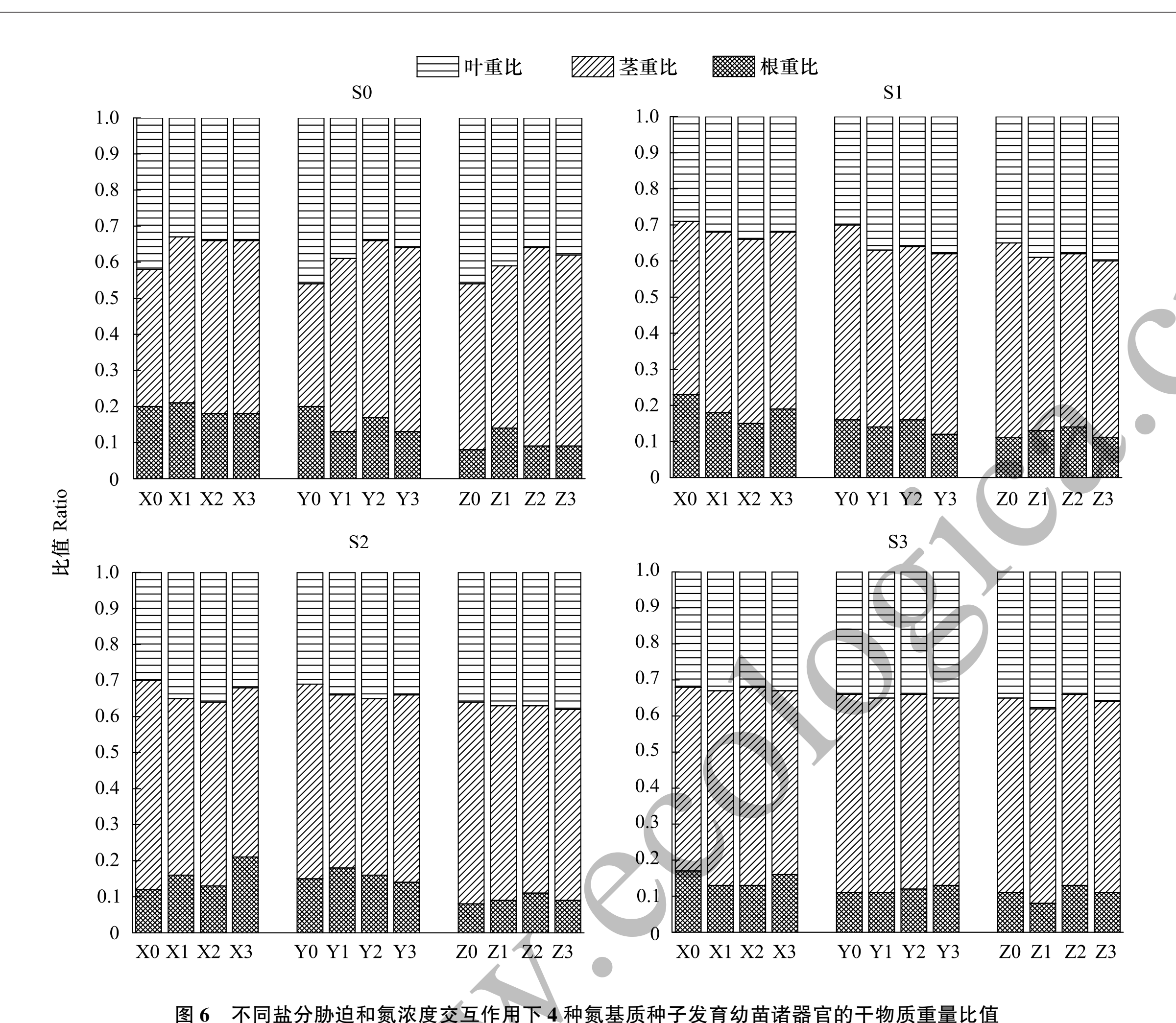


图 6　不同盐分胁迫和氮浓度交互作用下 4 种氮基质种子发育幼苗诸器官的干物质重量比值

Fig.6　The radios of different organs of seedlings germinated from four N-substrate seeds affected by different nitrogen concentrations and salinity stresses on the ratios

境中的氮养分需求与利用能力相对较低，由此导致其幼苗的在低氮处理下较其他种子幼苗的生长状况更好。研究还发现，低盐分胁迫下随着氮浓度的增加，高氮处理对于 S0、S2 和 S3 发育幼苗的生长状况具有明显促进作用，而 S1 发育幼苗的鲜重和干重则随氮浓度的增加而降低，这可能与不同氮基质种子发育的幼苗对盐分的适应对策有关。从图 3、图 4 和图 5 中可知，随着氮浓度的增加，低盐胁迫下 S1 发育幼苗的鲜重、干重与长度均呈下降趋势，说明氮养分输入对 S1 发育幼苗耐受低盐分胁迫的缓解作用不大。不同的是，低盐分胁迫下 S3 发育幼苗长度却与其鲜重和干重的变化趋势相反，而这可能是由于 S3 发育幼苗的液泡在低盐胁迫下可累积大量 Na 离子进行渗透调节，并通过吸收更多水分以提高其肉质化程度有关[11]。Ashihara 等在探讨不同盐分对盐地碱蓬体内离子运移时发现，低浓度的 NaCl 可促使盐地碱蓬将多余的 Na 离子分隔到代谢不活跃的液泡中，这不仅使细胞质中的 Na 离子浓度不伤害细胞质的正常代谢，而且还能够获得较低的渗透势[20]。杨景宁等对碱蓬耐受盐分胁迫的研究亦发现，轻度的 NaCl 胁迫可增加细胞溶液浓度，进而提高其吸水能力[21]。研究还表明，高盐分胁迫下 4 种种子发育幼苗的鲜重和干重均随氮浓度的增加而有所升高，且 S1 和 S3 发育幼苗的鲜重和干重在低氮处理下最低，说明氮养分输入可显著缓解高盐分胁迫所带来的毒害作用，但低养分输入却不足以缓解 S1 和 S3 发育幼苗所受到的盐分胁迫。有研究表明，盐分胁迫下环境中较低的氮含量不利于植物根系对营养物质的吸收[22]，而一定量营养物质的吸收对于植物的生长及体内多种渗透调节物质的合成（如脯氨酸、甜菜碱、聚胺）又是必须的[23]。本研究中，高盐胁迫下低氮处理不利于 S1 和 S3 发育幼苗根系对养分的吸收，因此不足以缓解所受到的盐分胁迫，它们的生长发育也会受到影响。另外，对比 S1 和 S3 的发

芽率以及幼苗长度还可发现,S1 发育的幼苗在低氮浓度下的发芽率较低(图 2),从而在一定程度上影响其整体质量。由于低氮浓度下 S3 发育幼苗的根系较短(图 5),而较弱根系使得其吸收养分的能力非常有限,无法为幼苗提供充足养分,导致幼苗生长发育较差,整体质量也最低。

本研究发现,盐分和氮浓度交互作用对 4 种氮基质种子发育幼苗的长度具有显著影响($P<0.05$)(表 1)。特别是不同盐分胁迫下,相同种子发育幼苗的长度整体表现为低盐>无盐>高盐,说明较低的盐分胁迫更适合碱蓬幼苗的径向生长,而这与杨明锋等对碱蓬的相关研究结论相一致[11]。原因主要是由于碱蓬作为盐生植物对盐渍环境有较大的适应能力,较低的盐分可促进其地上部分产生较多的脯氨酸,使得细胞内溶质增加而降低细胞渗透势[24],此时地下部分可吸收更多水分以促使其地上部分的生长。另外,Na 离子是大多盐生植物生长所必需的元素,因此微量的 Na 离子有助于植物的生长及其对养分的吸收[25]。研究还表明,无盐分胁迫下氮浓度增加对 S0 发育幼苗的长度存在明显的促进作用,特别是中氮处理下 S0 幼苗的长度较高且与其他氮处理下的幼苗长度存在极显著差异($P<0.01$)。这可能是由于 S0 发育的幼苗在野外原生环境中没有过多的氮供给而处于氮养分缺乏状态,当环境中的氮养分供给开始增加时,其生长状况可发生显著改变。徐红卫等的研究表明,大麦(*Hordeum vulgare*)在氮饥饿条件下体内的谷氨酰胺合成酶活性却增加,而这反而有利于提高其氮素的利用率[26]。本研究中,S0 种子发育幼苗在长期缺氮状态下对氮素的利用率可能较其他种子发育的幼苗更高,一旦环境中的氮养分增加,其吸收利用效率可能也明显增加。与之相比,其他三种氮基质种子均是采集于接受过不同氮输入影响的植株,其发育的幼苗可能对氮输入环境已有了较好的适应能力,故当环境中的氮养分增加时,其生长状况可能并不会因此而发生重大改变。研究还表明,盐分胁迫、氮浓度和种子类型作为单独因素出现时对碱蓬的发芽率、长度、鲜重和干重均产生显著差异($P<0.05$),但除长度受氮浓度和盐分交互作用的影响达到显著水平外($P<0.05$),其他因子交互作用对诸指标影响的差异并不明显($P>0.05$)。原因可能在于:一方面环境中某种离子浓度的大幅增加或减少均会对植物的生长发育产生较大影响,如盐分增加可明显抑制植物的生长发育[4-5],而氮浓度在一定范围内的增加也会明显促进植物的生长[9,18]。因此,当单一盐分或氮浓度改变时,不同种子的萌发以及幼苗发育均可能产生显著差异。另一方面,离子间的交互作用以及不同氮基质种子对养分采取的不同适应对策可能会对某些指标的这种显著影响产生削减或抵消作用,从而使得本研究中盐分和氮浓度交互仅对幼苗长度影响显著而对其他指标的影响并不明显,这一研究结果也与当前的一些研究结果相近[9]。

本研究表明,不同盐分胁迫及氮浓度下 4 种氮基质种子发育幼苗的根重比、茎重比和叶重比尽管差别不大但均表现出一定分异。随着盐分的增加,不同种子发育幼苗的叶长和叶重比均呈增加趋势,而这与宋红丽等的相关研究结论相近[8]。已有研究表明,碱蓬适应盐分环境时,可通过调节其体内的渗透势来吸收大量水分以保持植株的生长,此时植株的叶面积明显增加[27]。Song 等也发现,500 mmol/L NaCl 处理并未降低囊果碱蓬叶片的含水量,而高盐环境中维持较高含水量可降低植物体内 Na^+、Cl^- 等有害离子的浓度,从而降低盐害[28]。研究还表明,在相同氮浓度下,除 S2 种子发育幼苗的根重比在无盐分和低盐胁迫下较为相近外,其他三种种子发育幼苗的根重比均随盐分的增加而降低,表明当盐分增加时 S2 发育幼苗的根系更能适应盐分的毒害,可为地上部分生长供给更充足的养分。实际上,前述研究也证实 S2 发育幼苗的长度和鲜重在低盐分胁迫下均比其他 3 种种子发育幼苗的生长状况良好。研究还发现,相同盐分胁迫下,除 S0 种子发育幼苗的叶重比随氮浓度的增加而降低外,其他种子发育幼苗的叶重比均随氮浓度的增加而升高,茎重比随着氮浓度的增加除 S3 种子发育幼苗无多大变化外,其他整体上均缓慢增加,表明氮养分输入可明显促进 S1、S2 和 S3 种子发育幼苗的地上器官特别是叶的生长,但其对 S0 叶片的生长的几乎无促进作用。原因在于,S0 发育的幼苗在野外原生环境下对贫养分环境具有特殊的适应对策[29],故其幼苗长度在短期内可能并不会随着氮养分的升高而明显增加(图 5)。与之相比,其他 3 种种子均是采集于接受过不同氮输入影响下的植株,故其发育的幼苗可能已对氮浓度增加的环境产生了一定生态适应性,由此导致其长度尽管变化不大但叶片长度以及其对盐分环境的抗逆境能力均出现不同程度增加和提高。曹翠玲等研究供氮水平对小麦(*Triticum aestivum*)叶片

生理特性的影响时就发现,随着外源供氮水平的增加,小麦的叶面积、叶光合速率及叶绿素含量均随之增加[30]。当前,氮负荷增强已经成为改变黄河口潮滩湿地环境的最重要的因素之一。基于本研究结果,我们可以得到如下推论,即当未来潮滩湿地的氮输入量达到较高水平时,将更有利于碱蓬种子的萌发以及幼苗的生长;当氮养分达到很高水平时,碱蓬种子的萌发以及幼苗生长可能会受到一定程度的抑制,且其群落演替方向可能也会发生重大改变。

4　结论

(1)不同氮负荷影响下碱蓬成熟种子的氮含量整体表现为 S2>S0>S1>S3,适量养分输入更有利于种子中氮养分的累积,而高养分输入不利于种子中氮养分的累积。

(2)尽管不同盐分和氮浓度交互作用对 4 种氮基质种子的发芽率以及幼苗的鲜重、干重和不同器官的生长状况均无显著影响($P>0.05$),但 S2 种子的发芽率整体较高且其发育幼苗在不同盐分胁迫下对氮浓度增加环境的适应能力最强,而 S3 最差。

(3)盐分胁迫对不同氮基质种子的发芽率及幼苗生长均存在一定的抑制,但随氮浓度的增加,该抑制作用可得到一定程度缓解;低盐更有利于 4 种氮基质种子发育幼苗长度的增加。

(4)盐分胁迫、氮浓度和种子类型作为单独因素出现时对碱蓬的发芽率、长度、鲜重和干重均产生显著影响;除长度受氮浓度和盐分胁迫交互作用的影响达到显著水平外,其他因子交互作用对诸生态指标的影响并不明显。

(5)当未来黄河口新生湿地的氮养分达到本文中的中氮水平时,将更有利于碱蓬种子的萌发以及幼苗的生长;当氮养分达到更高水平时,碱蓬种子的萌发及幼苗生长可能会受到一定程度的抑制。

参考文献(References):

[1] 陆景陵. 植物营养学(第二版). 北京: 中国农业大学出版社, 2003: 24-25.

[2] Loveland D G, Ungar I A. The effect of nitrogen fertilization on the production of halophytes in an inland salt marsh. The American Midland Naturalist, 1983, 109(2): 346-354.

[3] 廖岩, 彭友贵, 陈桂珠. 植物耐盐性机理研究进展. 生态学报, 2007, 27(5): 2077-2089.

[4] 宋杰, 田长彦, 张立运, 冯固. NaCl 对囊果碱蓬、梭梭和白梭梭种子及初期幼苗的影响. 干旱区研究, 2009, 26(4): 543-547.

[5] 段德玉, 刘小京, 李存桢, 乔海龙. N 素营养对 NaCl 胁迫下盐地碱蓬幼苗生长及渗透调节物质变化的影响. 草业学报, 2005, 14(1): 63-68.

[6] 国家海洋局. 2009 年山东省海洋环境质量公报. (2011-05-09). http://www.coi.gov.cn/gongbao/huanjing/yanhai/2009/201107/t20110729_17491.html.

[7] 逯超普, 颜晓元. 基于氮排放数据的中国大陆大气氮素湿沉降量估算. 农业环境科学学报, 2010, 29(8): 1606-1611.

[8] 宋红丽, 孙志高, 孙景宽, 牟晓杰, 姜欢欢, 孙文广. 氮、磷输入对黄河口潮滩湿地不同生境下碱蓬种子萌发与幼苗生长的影响. 草业学报, 2012, 21(6): 30-41.

[9] 原俊凤, 田长彦, 冯固, 马海燕. 硝态氮对盐胁迫下囊果碱蓬幼苗根系生长和耐盐性的影响. 植物营养与肥料学报, 2009, 15(4): 953-959.

[10] 周家超, 付婷婷, 赵维维, 徐燕阁, 王凤霞, 宋杰. 盐氮处理下盐地碱蓬种子成熟过程中的离子积累和种子萌发特性. 生态学报, 2013, 33(19): 6129-6134.

[11] 杨明锋, 杨超, 侯文莲, 张秋芳, 王宝山. NaCl 和 KCl 胁迫对碱蓬根和地上部分生长的效应. 山东师范大学学报: 自然科学版, 2002, 17(1): 68-72.

[12] Nakaji T, Fukami M, Dokiya Y, Izuta T. Effects of high nitrogen load on growth, photosynthesis and nutrient status of *Cryptomeria japonica* and *Pinus densiflora* seedlings. Trees, 2001, 15(8): 453-461.

[13] 樊后保, 黄玉梓. 陆地生态系统氮饱和对植物影响的生理生态机制. 植物生理与分子生物学学报, 2006, 32(4): 395-402.

[14] Mou X J, Sun Z G. Effects of sediment burial disturbance on seedling emergence and growth of *Suaeda salsa* in the tidal wetlands of the Yellow River estuary. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2011, 409(1/2): 99-106.

[15] 胡星云, 孙志高, 孙文广, 王苗苗, 王伟, 田莉萍. 黄河口新生湿地碱蓬生物量及氮累积与分配对外源氮输入的响应. 生态学报, 2017,

37(1): 2269-237.

[16] 李艳波, 陈月艳, 孙国荣, 阎秀峰. 盐碱胁迫下星星草种子萌发过程中氮代谢的初步研究. 植物研究, 1999, 19(2): 33-38.

[17] Ashraf M Y, Afaf R, Qureshi M S, Sarwar G, Naqvi M H. Salinity induced changes in α-amylase and protease activities and associated metabolism in cotton varieties during germination and early seedling growth stages. Acta Physiologiae Plantarum, 2002, 24(1): 37-44.

[18] 王界平, 田长彦. 不同氮磷水平下盐角草生长及盐分累积特征分析. 草业学报, 2011, 20(2): 234-243.

[19] 徐恒恒, 黎妮, 刘树君, 王伟青, 王伟平, 张红, 程红焱, 宋松泉. 种子萌发及其调控的研究进展. 作物学报, 2014, 40(7): 1141-1156.

[20] Ashihara H, Adachi K, Otawa M, Yasumoto E, Fukushima Y, Kato M, Sano H, Sasamoto H, Baba S. Compatible solutes and inorganic ions in the mangrove plant *Avicennia marina* and their effects on the activities of enzymes. Zeitschrift für Naturforschung C, 1997, 52(7/8): 433-440.

[21] 杨景宁, 王彦荣. NaCl 胁迫对四种荒漠植物种子萌发的影响. 草业学报, 2012, 21(5): 32-38.

[22] Marcar N E, Dart P, Sweeney C. Effect of root-zone salinity on growth and chemical composition of *Acacia ampliceps* B. R. Maslin, *A. auriculiformis* A. Cunn. ex Benth. and *A. mangium* Willd at two nitrogen levels. New Phytologist, 1991, 119(4): 567-573.

[23] Naidoo G, Naidoo Y. Effects of salinity and nitrogen on growth, ion relations and proline accumulation in *Triglochin bulbosa*. Wetlands Ecology and Management, 2001, 9(6): 491-497.

[24] 王爱霞, 方炎明. NaCl 胁迫对不同种源构树种子萌发及幼苗生长的影响. 江苏农业科学, 2016, 44(8): 257-261.

[25] 曲元刚, 赵可夫. NaCl 和 Na_2CO_3 对盐地碱蓬胁迫效应的比较. 植物生理与分子生物学学报, 2003, 29(5): 387-394.

[26] 徐红卫, 王亦菲, 刘成洪, 陈志伟, 杜志钊, 高润红, 郭桂梅, 何婷, 邹磊, 卜姝明, 黄亦辰, 陆瑞菊, 黄剑华. 大麦氮敏感基因型苗期对氮饥饿的生理响应. 植物生理学报, 2013, 49(11): 1197-1204.

[27] Wang B S, Lüttge U, Ratajczak R. Effects of salt treatment and osmotic stress on V-ATPase and V-PPase in leaves of the halophyte *Suaeda salsa*. Journal of Experimental Botany, 2001, 52(365): 2355-2365.

[28] Song J, Ding X D, Feng G, Zhang F S. Nutritional and osmotic roles of nitrate in a euhalophyte and a xerophyte in saline conditions. New Phytologist, 2006, 171(2): 357-366.

[29] 牟晓杰, 孙志高, 王玲玲, 董洪芳. 黄河口滨岸潮滩不同生境下翅碱蓬氮的累积与分配特征. 湿地科学, 2010, 8(1): 57-66.

[30] 曹翠玲, 李生秀. 供氮水平对小麦生殖生长时期叶片光合速率、NR 活性和核酸含量及产量的影响. 植物学通报, 2003, 20(3): 319-324.

